

УДК 576.895.42

**МНОГОСТУПЕНЧАТЫЙ МЕХАНИЗМ
РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ
IXODES PERSULCATUS И I. PAVLOVSKYI (IXODIDAE)
В ОБЛАСТИ СИМПАТРИИ**

© Н. А. Филиппова

Биотопические и хозяйные связи *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в области симпатрии обеспечивают как тесное сообитание этих близкородственных видов на всех активных фазах онтогенеза, так и их изоляцию на половозрелой фазе за счет видоспецифических отношений с таксономическими группами прокормителей. Прослежено последовательное включение морфологической, физиологической и паразито-хозяйной составляющих механизма репродуктивной изоляции. Выявлен диапазон проявления каждой из этих составляющих при разных сочетаниях полов и видов партнеров. Рассмотрен вопрос о соотношении прекопуляционных и посткопуляционных этапов механизма репродуктивной изоляции у изученных видов. Высказана гипотеза о симпатрическом формировании данных видов вследствие возникновения на половозрелой фазе специализации *I. persulcatus* к млекопитающим, а *I. pavlovskyi* к птицам.

Феномен симпатрии двух близкородственных видов — переносчиков возбудителей таких опасных болезней, как клещевой энцефалит и клещевой иксодовый боррелиоз (болезнь Лайма), — *I. persulcatus* Sch., 1930 и *I. pavlovskyi* Pom., 1946 рассматривался нами ранее с нескольких позиций. На основании сравнительно-онтогенетических данных было показано, что в пределах подрода *Ixodes* s. str. эти виды принадлежат к одной группе — *I. ricinus*—*persulcatus* (Филиппова, 1969, 1977, 1991). Ближайшее родство этих видов подтверждено данными молекулярного анализа (Fukunaga e. a., 2000). На обширном коллекционном материале описан сложный дизъюнктивный ареал *I. pavlovskyi*. Реконструированы геохронологические и биотические характеристики его становления, нисходящие как минимум к плиоцену. Установлено, что по всему ареалу *I. pavlovskyi* имеет тесные связи с биотопами горной южной тайги, включающей плиоценовые реликты тургайской неморальной флоры, или ее дериватами. Тогда как *I. persulcatus* характеризуется широким диапазоном биотопических связей в пределах обширного, практически непрерывного ареала, охватывающего подзоны средней и южной евразийской тайги. Установлены территориальные границы симпатрии данных видов (Филиппова, 1971, 1991). Выявлены сходные хозяйные связи обоих видов на неполовозрелых фазах, вплоть до совместного паразитирования, и расхождение по таксономической принадлежности хозяев на половозрелой фазе (Ушакова, Филиппова, 1968; Ушакова и др., 1969; Филиппова, 1977).

Рассмотрен вопрос о возможном обмене возбудителями при совместном паразитировании (Филиппова, 1999).

Цель настоящей статьи — изучение структуры механизма репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* при сообитании. В связи с этим на фоне территориальных и биотопических взаимоотношений данных видов рассмотрены паразитологические, морфологические и физиологические аспекты репродуктивной изоляции, диапазон и последовательность их проявления.

Территориальные особенности симпатрии *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*

Ранее на большом коллекционном материале нами были выделены несколько дизъюнктивных областей симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, практически совпадающих с дизъюнктивным ареалом второго вида. Самая обширная западная область симпатрии занимает территорию гор Южной Сибири (Салаирский кряж, Кузнецкий Алатау, Горная Шория, Западный Саян) и Алтай. К югу от нее, после перерыва, имеются небольшие островки совместного распространения на южных склонах хр. Тарбагатай и Кунгей-Алатау. Немногим уступает по площади восточная область симпатрии, совпадающая с восточной материковой дизъюнктивной частью ареала *I. pavlovskyi*, которая занимает южную половину хр. Сихотэ-Алинь с прилегающими малыми хребтами. Небольшие симпатрические дизъюнктивные пятна имеются как к западу, в бассейне среднего течения р. Амур, так и к востоку, на островах залива Петра Великого и на о. Хоккайдо (Филиппова, 1971, 1977; Колонии, 1986; Nakao e. a., 1992). Соотношение ареалов схематично представлено на рис. 1.

Особенности сообитания в областях симпатрии и паразито-хозяйинные аспекты механизма репродуктивной изоляции *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*

На большом фактическом материале показано, что в областях перекрытия ареалов оба вида сообитают в нижнем и среднем вертикальных поясах гор, в формациях южной тайги, насыщенных большим количеством плюоценовых флористических реликтов (Филиппова, 1971, 1991). В Юго-Западном Алтае, в черневой тайге хр. Холзун и Листвяга, личинки и нимфы обоих видов паразитируют в одни и те же сроки примерно в равной пропорции на одних и тех же видах хозяев — мелких млекопитающих и птицах из экологической группы, собирающей корм на земле. Вследствие этого является обычным одновременное паразитирование неполовозрелых фаз обоих видов на одной особи хозяина. Совпадения в сроках паразитирования и выборе хозяина у обоих видов на нимфальной фазе обеспечивают массовое расселение сытых нимф совместно обоих видов в территориальных границах жизнедеятельности общих прокормителей. Это, в свою очередь, наряду с низкой способностью к активному передвижению (Таежный клещ..., 1985) обеспечивает совместное обитание в биотопах слинявших из нимф и еще не питавшихся половозрелых особей обоих видов.

Совпадения по всей совокупной области симпатрии биотопов и сезонов активности половозрелой фазы *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ушакова, Филиппова, 1968; Ушакова и др., 1969; Сапегина и др., 1970; Чигирик и др., 1972; Болотин и др., 1977; коллекционный материал ЗИН РАН) обуславливают возможности контактов противоположных полов разных видов во время подстерегания хозяина на растительности, валежнике, в подстилке или на каком-либо ином субстрате. Прямым доказательством такой возможности служит одновременное вылавливание на флаг голодных особей обоих видов. В западной области симпатрии, в отрогах Кузнецкого Алатау и Западного Алтая (западные склоны хр. Холзун и Листвяга) оба вида вылавливались на флаг примерно в одинаковом количестве (Ушакова, Филиппова, 1968; Ушакова и др., 1969; Чигирик и др., 1972; коллекционный материал ЗИН РАН). В отрогах Северного Алтая и в восточной области симпатрии при одновременном вылавливании на флаг преобладал *I. persulcatus*, а *I. pavlovskyi* составлял 15—20 % (Сапегина и др., 1970; Болотин и др., 1977; коллекционный материал ЗИН РАН).

Хозяинные связи на половозрелой фазе претерпевают существенные изменения — таксономический круг прокормителей каждого вида сужается и возникает четкая специализация. Несмотря на полное совпадение сезона паразитирования, *I. persulcatus* питается, как правило, на средних и крупных диких млекопитающих, а также на

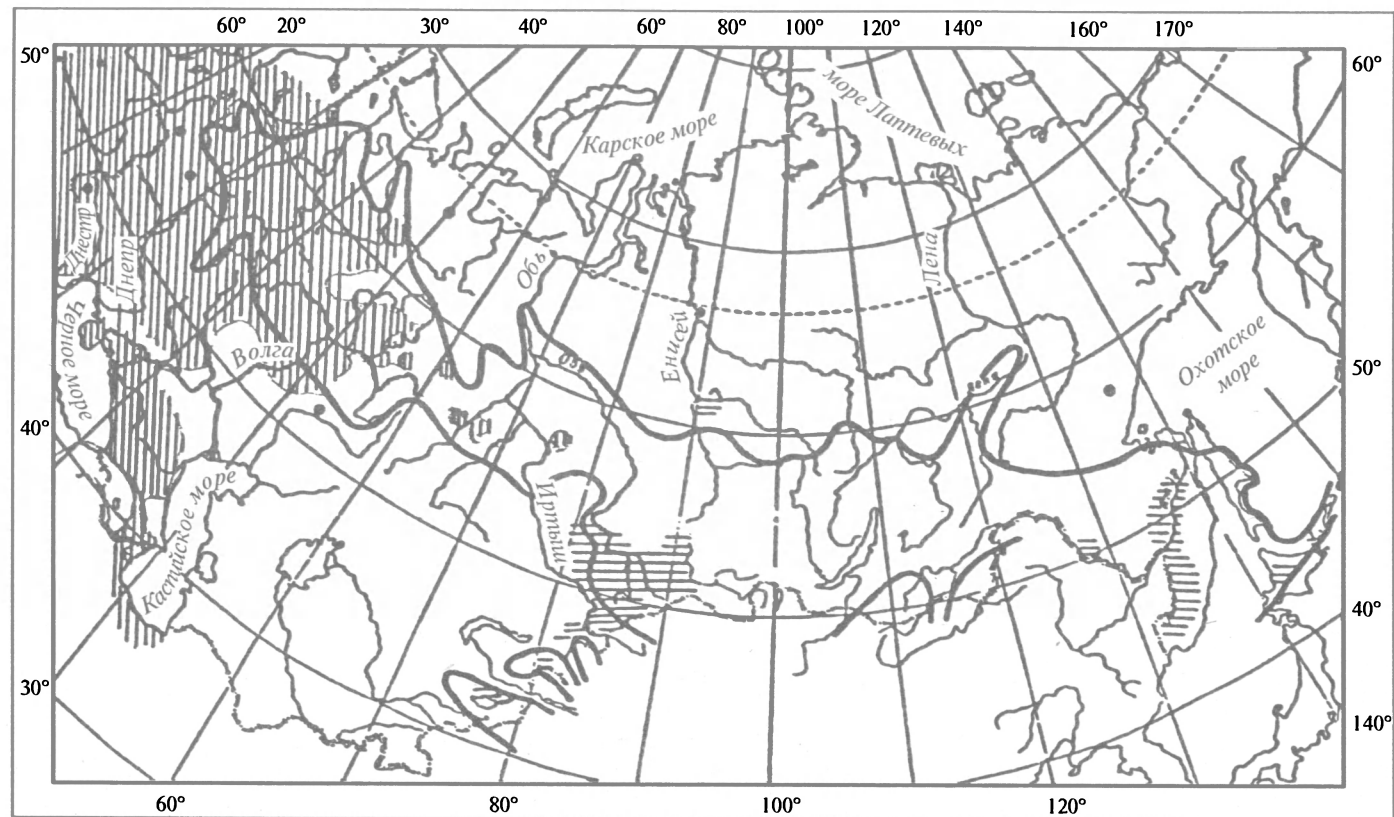


Рис. 1. Ареалы *Ixodes persulcatus* (линия), *I. pavlovskyi* (горизонтальная штриховка) и *I. ricinus* (вертикальная штриховка).

Fig. 1. Ranges of *Ixodes persulcatus* (line), *I. pavlovskyi* (horizontal striation), and *I. ricinus* (vertical striation).

собаках и скоте; *I. pavlovskyi* — главным образом на птицах из экологической группы, собирающей корм на земле.

Наш опыт определения большого материала из области симпатрии в Юго-Западном Алтае выявил немногочисленные случаи нарушения хозяйинной специализации и обнаружения одного из видов на хозяине, в норме свойственном второму виду. Так, на фоне собранных на волокушу за период 30.06—12.07.1968 г. 406 самок и 453 самцов *I. persulcatus* с 85 голов крупного рогатого скота были собраны 466 самок, 141 самец *I. persulcatus* и только 3 самки, 2 самца *I. pavlovskyi*. За тот же период на фоне собранных на волокушу 422 самок и 294 самцов *I. pavlovskyi* и более чем 700 обследованных особей птиц 40 видов с 134 особей, принадлежащих к 11 видам (из экологической группы, собирающей корм на земле), снято 254 самки, 23 самца *I. pavlovskyi* и только 1 самка, 1 самец *I. persulcatus*. Кроме этого, с потенциальных прокормителей *I. persulcatus* сняты *I. pavlovskyi*: 6 самок с зайца-беляка и 1 самка, 1 самец с белки (Ушакова и др., 1969). Как видим, численность видов-пришельцев ничтожно мала. К тому же на половозрелой фазе оба вида ни разу не были обнаружены вместе на одной и той же особи хозяина. Следовательно, если даже допустить увеличение возможности контактов партнеров разных видов за счет паразитирования на потенциальных общих видах прокормителей, шанс для их копуляции на хозяине в период стадии питания вряд ли окажется значимым.

В других частях западной дизъюнктивной области симпатрии, где обследовано большое количество птиц из экологической группы, собирающей корм на земле, установлены те же тенденции хозяйинных отношений *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Сапегина, Равкин, 1969; Сапегина и др., 1970). В восточной дизъюнктивной области симпатрии, при численном перевесе чаще *I. persulcatus*, описанные выше тенденции хозяйинных связей сохраняются на протяжении всего жизненного цикла (Филиппова, 1971; Болотин и др., 1977; Болотин, 1982; Таежный клещ..., 1985; коллекционный материал ЗИН РАН).

Таким образом, во всех дизъюнктивных областях симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* существует высокая степень специализации половозрелой фазы каждого вида к таксономической группе хозяев. В результате отсутствует возможность контакта противоположных полов разных видов в процессе питания. На протяжении жизнедеятельности половозрелой фазы этот важный барьер в составе механизма репродуктивной изоляции включается, однако, в последнюю очередь. Мы описали его в данном разделе в целях краткости дальнейшего изложения, так как без представлений о хозяйинной специализации нельзя оценить сполна диапазон и степень проявления рассматриваемых ниже других составляющих механизма репродуктивной изоляции обсуждаемых видов при их сообитании.

Морфологические аспекты механизма репродуктивной изоляции *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в области симпатрии в Юго-Западном Алтае

Возвращаясь к контракту противоположных полов разных видов в процессе ожидания хозяина на растительности, валежнике или любом другом субстрате, следует проанализировать участие органов самки и самца в акте копуляции и обратить внимание на такие их существующие в конкретных условиях сообитания видовые морфологические характеристики, от которых зависит возможность самого акта копуляции партнеров, принадлежащих к разным видам.

Специфика сперматофорного оплодотворения у иксодид состоит в том, что в акте копуляции со стороны самца участвуют гипостом и хелицеры, с помощью которых осуществляется погружение шейки сперматофора через генитальную щель самки в вестибулярный отдел влагалища (рис. 2) и надрез шейки сперматофора. После чего следует переливание содержимого сперматофора во влагалище.

Прямыми наблюдениями *in vivo* акт копуляции может быть прослежен только на начальном этапе. Наиболее подробно для рода *Ixodes* Latr., 1795 этот этап описан для

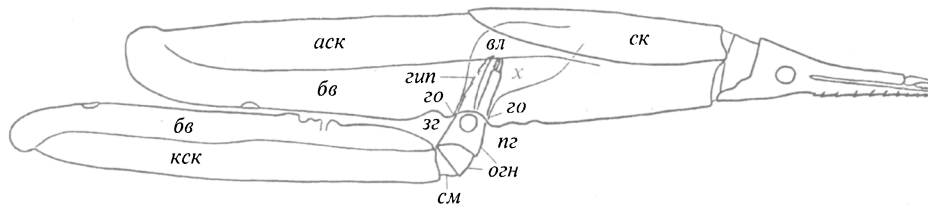


Рис. 2. Схема взаиморасположения непитавшихся копулирующих особей в профиль.

аск — аллоскутум; бв — боковой валик; вл — влагалище; гуп — гипостом; го — генитальное отверстие; зг — задняя губа; кск — конскutum; огн — основание гнатосомы; пг — передняя губа; ск — скутум; см — сочленяющая гнатосому и идиосому мембрана; х — хелицера.

Fig. 2. Position of unfed copulating individuals, profile aspect.

I. (Sternalixodes) holocyclus (Neum., 1899) (Moorhouse, 1966) и близкородственного рассматриваемым видам *I. (Ixodes) ricinus* (L., 1958) (Балашов, 1967), менее подробно — для *I. persulcatus* (Таежный клещ..., 1985); некоторые моменты прослежены нами для *I. pavlovskyi*. Самец закрепляется на самке с помощью II и III пары ног так, что вентральные поверхности особей обращены друг к другу. Затем самец с помощью сенсорного аппарата ротовых органов исследует покровы вокруг генитального отверстия самки и через него вводит гипостом и хелицеры во влагалище. Этот момент мы рассматриваем как ключевой в плане расшифровки морфологического фактора механизма репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* (рис. 2, 4). Пальпы остаются снаружи и плотно прижимаются к вентральным покровам идиосомы самки. Все органы гнатосомы самца, включая ее основание, располагаются почти под прямым углом к его идиосоме и сохраняют такое положение до окончания акта копуляции. Пальцы хелицер проникают в цервикальный отдел влагалища и раздвигаются в стороны, способствуя удержанию самца. Затем следуют движения идиосомы самца вперед-назад, обеспечиваемые телескопически складывающейся эластичной сочленяющей мембраной между гнатосомой и идиосомой при плотном соприкосновении вентральных поверхностей партнеров. В конце этого периода самец сдвигается назад и из его генитального отверстия выходит сперматофор, который благодаря рельефу вокруг генитального отверстия самки медленно передвигается к нему. Гипостом и хелицеры в этот период остаются внутри влагалища. Достижение сперматофором генитального отверстия самки и, следовательно, гипостома и хелицер самца стиму-

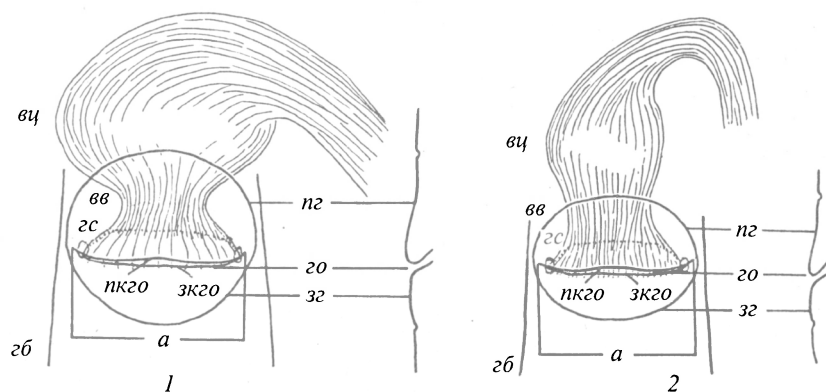


Рис. 3. Генитальное отверстие (анфас и в профиль) и влагалище непитавшейся самки.

1 — *Ixodes persulcatus*. 2 — *I. pavlovskyi*; вв — вестибулярный и вц — цервикальный отделы влагалища; зб — генитальная борозда; гс — генитальный склерит; зг — задняя губа; зкго — задний край генитального отверстия; пг — передняя губа; пкго — передний край генитального отверстия. Способ измерения: а — наибольшее сечение генитального отверстия.

Fig. 3. Genital opening (full face and profile aspects) and vagina of unfed female.

лирует активность последних. Хелицеры выдвигаются из генитального отверстия самки и начинают поочередно двигаться. Предполагается (хотя это нельзя увидеть), что они разрезают шейку сперматофора и вводят ее внутрь генитальной щели самки. Когда движения хелицер прекращаются, самец убирает свои ротовые органы из генитального отверстия самки и покидает ее.

Наши наблюдения над видами *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* in copula на живом и фиксированном материале (в том числе на просветленных препаратах, изученных под микроскопом) дополняют описанную картину следующими необходимыми для решения поставленных вопросов данными.

Генитальное отверстие голодной самки в спокойном состоянии имеет вид поперечной щели, окаймленной плотной эластичной кутикулой. Спереди и сзади, несколько отступая от щели, имеются слегка дуговидные незначительные вздутия — губы (рис. 2, 3). Эластичность кутикулы позволяет отверстию непитавшейся самки в процессе функционирования трансформироваться в эллипс или окружность в зависимости от трансформации (под действием тургора полостной жидкости) проникающей в отверстие конструкции из ротовых органов самца, а также его движений вперед-назад. У непитавшихся самок *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* щель вовнутрь переходит в сплюснутую воронку из тонкой кутикулы (с поперечным сечением несколько меньшим, чем у самой щели), направленную перпендикулярно вверх по отношению к вентральной поверхности идиосомы, — вестибулярный отдел влагалища. Этот отдел (суженная часть воронки), сильно расширяясь в том же направлении, переходит в цервикальный отдел влагалища. У непитавшихся особей кутикула влагалища имеет множество продольных складочек. Плотная кутикула переднего края генитальной щели загибается внутрь до уровня передней наружной границы губы, по которому проходит граница с тонкой, продольно исчерченной кутикулой цервикального отдела влагалища. Плотная кутикула заднего края генитальной щели граничит с тонкой кутикулой влагалища. При переходе щели во влагалище, по бокам в кутикулу впаяна пара очень маленьких склеритов, к которым изнутри присоединяются сухожилия мышц, управляющих (как мы предполагаем) движением влагалища вперед-назад и вверх-вниз (рис. 3).

Гипостом и хелицеры самца погружаются во влагалище самки вплоть до уровня отхождения шейки гипостома и футляров хелицер соответственно от вентральной и дорсальной стенок основания гнатосомы. Максимальная ширина конструкции гипостом—хелицеры в наиболее компактно сложенном положении совпадает с уровнем вершин предпоследних латеральных зубцов гипостома (рис. 4). После проникновения в цервикальный отдел влагалища пальцы хелицер раздвигаются в стороны, что становится возможным вследствие расправления продольной складчатости, и закрываются за его внутренние стенки.

Итак, для того чтобы состоялась копуляция непитавшихся особей в процессе ожидания хозяина, конструкция гипостом—хелицеры самца должна преодолеть прежде всего проход через генитальное отверстие самки. Возможность прохождения ротовых органов самца через генитальную щель определяется соответствием размеров наибольшего поперечного сечения конструкции гипостом—хелицеры и поперечного сечения устья воронки вестибулярного отдела влагалища самки — первый должен быть меньше второго. Учитывая, что края щели непитавшихся самок обсуждаемых видов могут иметь незначительную кривизну, все же влияющую на ее протяженность, мы измеряли поперечное сечение не воронки, а несколько большую величину — щели в целом (3, 4).

Морфометрические исследования проведены на материале из Юго-Западного Алтая (средневысотная черневая тайга в отрогах хр. Холзун и Листвяга, окрестности г. Зыряновск). Измерения необходимых параметров (табл. 1, 2) сделаны у 100 особей самок и 100 особей самцов каждого вида под микроскопом на просветленных препаратах в жидкости Фора—Берлезе,¹ в которых рассматриваемые органы уплоще-

¹ Использованы материалы коллекции Зоологического ин-та РАН (Санкт-Петербург). За изготовление препаратов приношу благодарность научному сотруднику Лаборатории паразитологии И. В. Пановой.

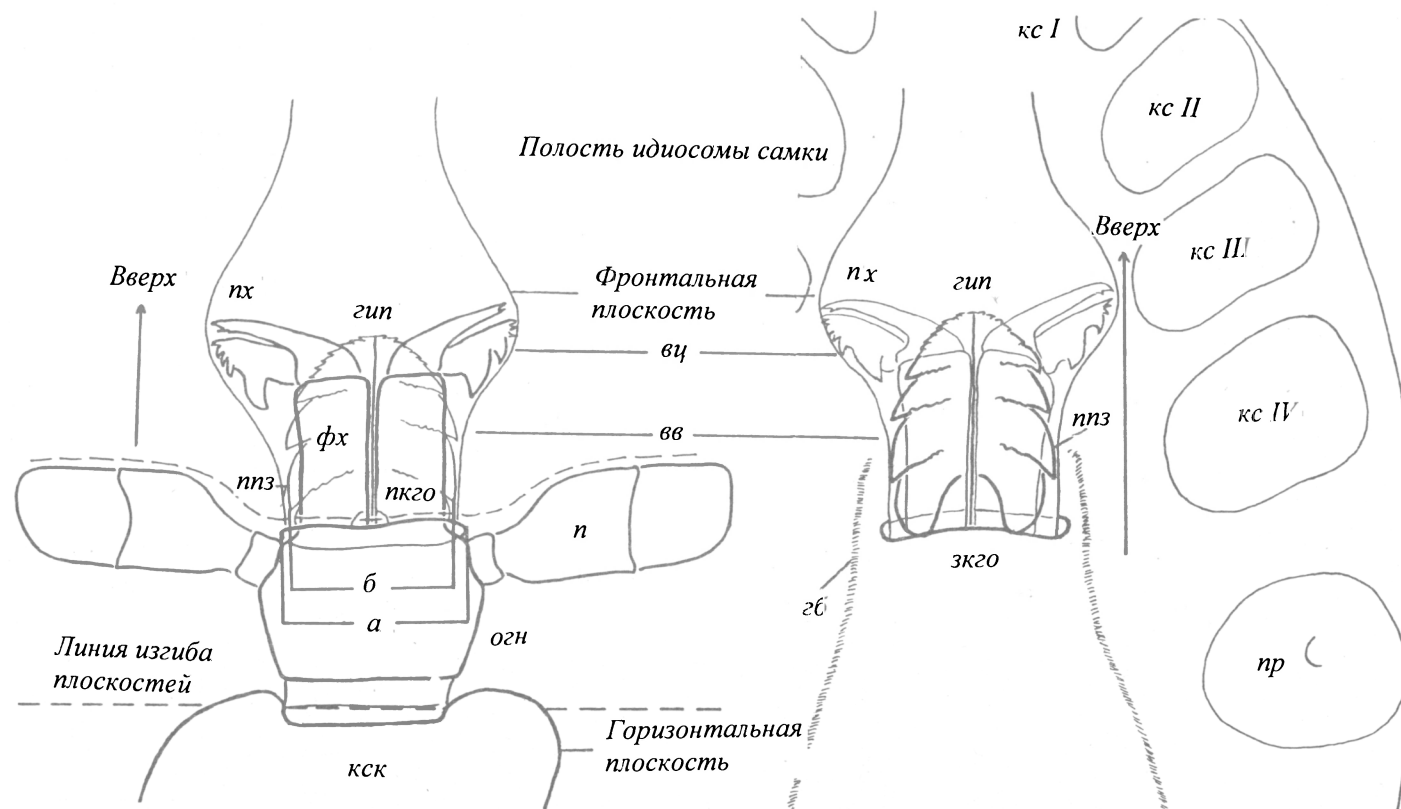


Рис. 4. Схема расположения ротовых органов самца во время акта копуляции.

1 — вентральная стенка идиосомы самки удалена кпереди от генитального отверстия (штриховая линия); фронтальная плоскость: гнатосома самца дорсально и влагалище самки; горизонтальная плоскость: скutum. *2* — дорсальная стенка идиосомы самки удалена полностью; фронтальная плоскость: гипостом и пальпы самца вентрально. *зб* — генитальная борозда; *зкго* — задний край генитального отверстия; *кс I—кс IV* — коксы *I—IV*; *п* — пальпы; *пкго* — передний край генитального отверстия; *ппз* — предпоследний зубец гипостома; *пр* — перитрема; *пх* — пальцы и *фх* — футляры хелицер. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 3. Способ измерения: *а* — наибольшее сечение генитального отверстия самки, *б* — наибольшее сечение гипостома самца (на уровне предпоследних зубцов).

Fig. 4. Position of male mouthparts during the copulation.

ны вследствие размягчения кутикулы и лизиса тканей внутренней среды. Если форма сечений функционирующих генитального отверстия и конструкции гипостома—хелицеры будет меняться в сторону округления, то периметр сечения соответствующего органа останется без изменения. Следовательно, соответствие параметров этих органов может быть оценено по уплощенному состоянию.

Из сопоставления табл. 1, 2 следует, что в пределах каждого вида генитальная щель непитавшейся самки (на стадии ожидания хозяина) с высокой степенью достоверности шире конструкции ротовых органов самца на уровне предпоследних латеральных зубцов гипостома. Эти данные могут служить контролем при анализе соответствующих параметров в предполагаемых случаях копуляции, когда партнеры принадлежат к разным видам. Как видно из табл. 1, минимальное сечение генитальной щели самки *I. persulcatus* превосходит максимальное поперечное сечение гипостома самца *I. pavlovskiyi* без перекрытия, что создает морфологические предпосылки для копуляции при таком сочетании партнеров. Но генитальная щель самки *I. pavlovskiyi* достоверно меньше наибольшего поперечного сечения гипостома самца *I. persulcatus*, что служит препятствием для копуляции партнеров при таком их сочетании или сильно ее ограничивает.

Одна из уникальных особенностей покровов иксодовых клещей — их рост (утолщение кутикулы), наблюдаемый на первых этапах питания, и растяжение, наблюдаемое в конце периода питания (Балашов, 1967, 1998). Поэтому в процессе

ТАБЛИЦА 1

Поперечное сечение генитальной щели непитавшейся самки и наибольшее поперечное сечение гипостома самца, мкм (n = 100)

Table 1. The transversal section of genital slit of unfed female and the maximum transversal section of male hypostome, μm (n = 100)

Вид	Показатели	Генитальная щель	Гипостом
<i>Ixodes persulcatus</i>	Пределы вариации	225—300	200—245
	\bar{x}	253	220
	S_x	15.1	9.8
	$S_{\bar{x}}$	1.5	0.98
	V	6	4.5
<i>Ixodes pavlovskiyi</i>	Пределы вариации	162—250	150—220
	\bar{x}	206	185
	S_x	14.4	11.4
	$S_{\bar{x}}$	1.43	1.13
	V	7	6.1

Примечание. \bar{x} — среднее значение, S_x — среднее квадратическое отклонение, $S_{\bar{x}}$ — ошибка среднего, V — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 2

Достоверность различий по критерию Стьюдента между поперечным сечением генитальной щели непитавшейся самки и наибольшим сечением гипостома самца

Table 2. Reliability of differences by the Student criterion between the transversal section of genital slit of unfed female and the maximum transversal section of male hypostome

	Гипостом <i>Ixodes persulcatus</i>	Гипостом <i>Ixodes pavlovskiyi</i>
Генитальная щель <i>Ixodes persulcatus</i>	t = 18.3 k = 198 P = 0.01 Генитальная щель > гипостома	Не перекрываются Генитальная щель > гипостома
Генитальная щель <i>Ixodes pavlovskiyi</i>	t = 2.84 k = 198 P = 0.1 Генитальная щель < гипостома	t = 11.54 k = 198 P = 0.01 Генитальная щель > гипостома

Примечание. t — критерий Стьюдента, k — число степеней свободы, P — значимость.

питания самки трансформация генитального отверстия может достигаться не только за счет изгибов, но также и за счет роста и растяжения кутикулы, что приводит к увеличению протяженности и периметра генитального отверстия. Напомним, что самец видов рода *Ixodes* не питается и периметр сечения конструкции из его ротовых органов, участвующих в акте копуляции, остается неизменным. Свойства кутикулы питающейся самки не отразятся ни на возможности копуляции внутри каждого вида, ни на предполагаемой копуляции при сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi*, если, вопреки хозяйинной специализации, они оказались бы на одной особи хозяина. Но увеличение протяженности и периметра генитального отверстия питающейся самки *I. pavlovskyi* за счет растяжения покровов могло бы дать ничтожный шанс для предполагаемой копуляции ее с самцом *I. persulcatus*, если бы партнеры в таком сочетании, опять же вопреки хозяйинной специализации, оказались на одной особи хозяина.

Действительно, протяженность генитальной щели 18 измеренных достаточно упитанных самок *I. pavlovskyi* (из той же местности, откуда измерена генитальная щель голодных особей) составляла 230—500 (в среднем 280) мкм, что достоверно больше среднего значения наибольшего сечения гипостома самца *I. persulcatus*.

Таким образом, морфологический барьер, обеспечивающий репродуктивную изоляцию при предполагаемой встрече партнеров разных видов в период ожидания хозяина, может работать только при сочетании самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*, но не обратном. При таком же сочетании партнеров в период питания самки морфологический барьер нивелируется, но это уже не имеет значения, так как первый вид питается на птицах, а второй — на млекопитающих (рис. 5).

Выборочные промеры участвующих в копуляции органов особей из других географических точек соответствуют тенденциям, описанным выше.

Физиологические аспекты механизма репродуктивной изоляции *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*

У иксодовых клещей самцы способны к осеменению самок сразу после линьки, так как сперматогенез обеспечивается нимфальным питанием. У видов рода *Ixodes* (подсем. Ixodinae) копуляция может происходить как с непитавшимися самками в период ожидания хозяина, так и на хозяине в процессе питания самок (Балашов, 1967).

Имеются данные литературы о том, что по результатам вскрытия доля непитавшихся осемененных самок *I. persulcatus* в природе растет по мере роста активных особей от низкого уровня в начале сезона активности до 20—56 % в конце сезона активности в зависимости от географического положения в ареале и погодных условий года исследований (Успенский, Репкина, 1978; Успенский и др., 1978; Бабенко и др., 1979). По данным последней публикации, полученным на большом материале в Латвии параллельно для *I. persulcatus* и близкородственного *I. ricinus*, а также согласно данным Графа (Graf, 1975) для Средней Европы, уровень осемененных самок за сезон активности у второго вида был выше, что авторы объясняют как более высоким уровнем численности *I. ricinus*, так и наличием у данного вида двух пиков активности и попаданием в учеты осемененных самок как из весеннего, так и из летне-осеннего выплодов. Авторы считают все эти показатели предварительными. Мы приводим их, чтобы сделать предположение о том, что у *I. pavlovskyi* доля осемененных непитавшихся самок в природе близка к таковой у *I. persulcatus*, так как оба вида имеют один пик активности и одинаковую продолжительность сезона активности. К тому же в восточной части ареала *I. persulcatus*, в Западном Саяне, процент осемененных самок *I. persulcatus* занимал нижний предел. По совокупности данных цитированные выше авторы пришли к заключению, что на исследованных ими территориях до попадания клещей на хозяина осеменение не может считаться основным.

Экстраполируя эти данные на предполагаемую копуляцию партнеров разных видов в период ожидания хозяина, допустимо исключить по причине морфологической

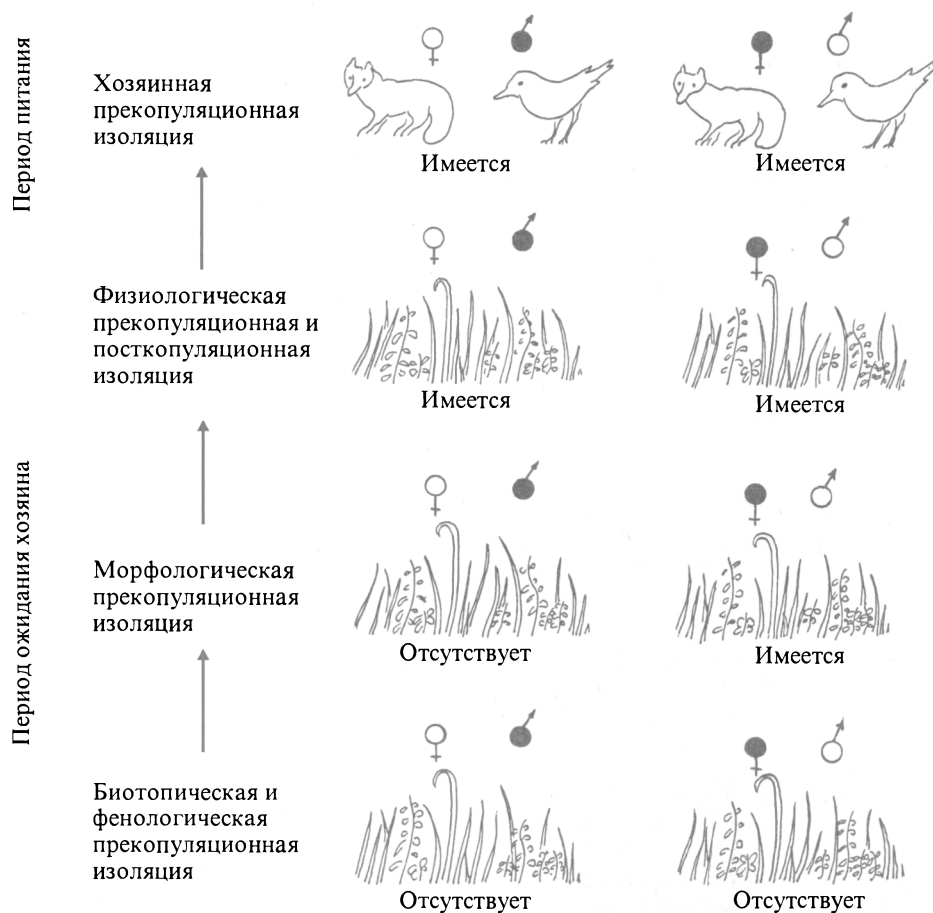


Рис. 5. Схема последовательности включения основных составляющих механизма репродуктивной изоляции: *Ixodes persulcatus* — светлые значки и *I. pavlovskyi* — заливные значки.

Fig. 5. Scheme of subsequent switching of main components of reproductive isolation mechanism: *Ixodes persulcatus* — light symbols, *I. pavlovskyi* — black symbols.

несовместимости осеменение самок *I. pavlovskyi* самцами *I. persulcatus*. При сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi* могли бы быть осеменены не более половины самок.

При оценке продуктивности осеменения (возможности оплодотворения) надо иметь в виду очень важную физиологическую особенность видов *I. persulcatus* и *I. ricinus*: у непитавшихся самок только часть ооцитов достигает лишь II стадии развития, вряд ли готовой к оплодотворению. Стимулом к дальнейшему процессу оогенеза служит начало кровососания; завершается оогенез в процессе питания достижением полного созревания ооцитов (IV стадия). Важно отметить, что для нормального протекания питания самки на хозяине должны присутствовать самцы (Балашов, 1967; Таежный клещ..., 1985). Но на хозяине самки *I. persulcatus* будут изолированы от самцов *I. pavlovskyi* и, следовательно, ооциты будут лишены возможности созревания. Поэтому, если в процессе ожидания хозяина и произойдет гибридное осеменение части самок, оно вряд ли повлечет оплодотворение в процессе питания.

Таким образом, комплекс физиологических барьеров дополнительно подстрахует репродуктивную изоляцию непитавшихся особей при сочетании партнеров самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*, когда существует морфологический барьер для

спаривания, и выступит в качестве весьма действенной составляющей механизма репродуктивной изоляции при сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi*, когда морфологические препятствия для копуляции отсутствуют.

Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* в области симпатрии

Уникальность механизма репродуктивной изоляции близкородственных видов *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* обусловлена сочетанием особенностей паразитизма, свойственных сем. Ixodidae в целом (наличие свободноживущей и паразитической стадий на каждой активной фазе онтогенеза, одноразовое питание кровью каждой фазы, сперматофорное оплодотворение), только подсемейству Ixodinae (возможность копуляции как на свободноживущей стадии вне хозяина, так и на стадии питания, полное созревание ооцитов в процессе питания), а также только обсуждаемым видам (трофическая специализация половозрелой фазы при пастбищном типе подстерегания хозяина, сопровождающаяся совпадением биотопов и сезонов активности, морфологические особенности органов, участвующих в акте копуляции).

Выявленный механизм репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в области их тесного сообитания в биотопах черновой тайги и ее дериватов на Юго-Западном Алтае сложен и включает морфологические, физиологические и паразитологические (хозяйинные) составляющие, действующие в строгой последовательности. При наличии шансов для копуляции партнеров разных видов на той или иной стадии жизнедеятельности половозрелой фазы каждая последующая ступень страхует виды от гибридизации, если им удалось преодолеть изолирующий барьер на предыдущей ступени (рис. 5).

Трофическая специализация половозрелой фазы *I. persulcatus* к млекопитающим, а *I. pavlovskyi* к птицам избавляет виды от конкуренции за использование хозяина на той стадии жизнедеятельности, когда самка поглощает огромные порции крови, обеспечивающие высокую плодовитость и поддержание баланса численности видов, сложившегося в областях симпатрии. Вместе с этим хозяйинная специализация выступает в качестве одного из барьеров для межвидового скрещивания при любом сочетании партнеров, относящихся к разным видам.

При сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi* (когда на стадии ожидания хозяина отсутствует морфологический барьер) хозяйинная специализация будет действовать как составляющая механизма репродуктивной изоляции равно среди особей, не встретивших партнера вне хозяина, и при непродуктивном осеменении непитавшихся самок.

Нельзя исключить еще один аспект, способствующий репродуктивной изоляции: высокий уровень смертности самок в период ожидания хозяина. Так, по многолетним наблюдениям над *I. persulcatus* на Кемчугском нагорье (западный склон Восточного Саяна), только 2 % самок находят прокормителя, остальные погибают (Коротков, Кисленко, 2001). Этот показатель мало изменится, если внести поправки на несколько более высокий уровень численности *I. persulcatus* в области симпатрии с *I. pavlovskyi* на Юго-Западном Алтае. Но доля гибридно осемененных самок, нашедших прокормителя, будет составлять во много раз меньшую величину, а осеменение, скорее всего, окажется непродуктивным. Если бы такое гибридное осеменение частично и оказалось продуктивным и оплодотворенные самки смогли бы найти хозяев и напитаться без присутствия самцов своего вида, то, возможно, они смогли бы отложить яйца. Однако ясно, что доля таких самок была бы ничтожно мала. Другими словами, при сочетании партнеров самка *I. persulcatus*—самец *I. pavlovskyi* есть крайне малые шансы произвести гибридное потомство, о жизнеспособности которого пока даже нельзя сделать предположения.

При обратном сочетании партнеров (самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus*) еще до включения хозяйинной изоляции, на стадии ожидания хозяина, действуют морфо-

логический и физиологические барьеры. Морфологический барьер обусловлен несовместимостью размеров участвующих в копуляции органов самки и самца (табл. 1 и 2), исключающей оплодотворение. Его подстраховывает незрелость ооцитов непитавшейся самки. А далее непитавшиеся особи этих видов разъединяются по хозяевам. Поэтому возникающая в процессе питания морфологическая совместимость полов, обусловленная растяжением кутикулы вокруг генитальной щели самки (с. 369), остается невостребованной по причине хозяйинной изоляции (рис. 5).

Если все же допустить, что на стадии ожидания хозяина единичные пары самка *I. pavlovskyi*—самец *I. persulcatus* смогли преодолеть морфологический барьер, то, учитывая все особенности действия физиологических факторов, шансы оставить гибридное потомство еще ничтожнее, чем у предыдущего сочетания партнеров. В итоге действует комплексный многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции: морфологические препятствия для скрещивания подстрахованы физиологическими, а те и другие — расхождением видов на половозрелой фазе по таксономическим группам хозяев, что исключает оплодотворение самок *I. pavlovskyi* самцами *I. persulcatus* в процессе питания.

Нельзя исключить существования еще и иных, пока неизвестных составляющих механизма репродуктивной изоляции рассматриваемых видов.

При потенциальной возможности гибридизации близких видов в областях симпатрии принято различать прекопуляционные и посткопуляционные механизмы репродуктивной изоляции. К первым относят совокупность барьеров, действующих в период до слияния гамет партнеров разных видов, которое у большинства групп животных сопряжено с копуляцией; ко вторым — по той или иной причине несовместимость гамет партнеров разных видов, вследствие чего потомство, если и получается, оказывается нежизнеспособным. Многочисленные примеры прекопуляционных и посткопуляционных механизмов приведены в сводке Гриценко с соавт. (1983).

Данные о генетическом аспекте посткопуляционного механизма репродуктивной изоляции обсуждаемых видов отсутствуют. Но следует отметить тот факт, что особенности оогенеза, вследствие которых ооциты непитавшихся осемененных самок неспособны к оплодотворению, выступают в качестве одной из составляющих механизма репродуктивной изоляции хронологически как до, так и после копуляции. Этот факт следует иметь в виду при употреблении терминологии в отношении обсуждаемых видов. Остальные рассмотренные выше основные составляющие механизма репродуктивной изоляции обсуждаемых видов — морфологическая несовместимость, созревание ооцитов в процессе питания, специализация видов на половозрелой фазе к разным таксономическим группам хозяев — относятся к категории прекопуляционных.

Вопрос о прекопуляционном характере механизма репродуктивной изоляции при сообитании близкородственных видов иксодовых клещей в литературе почти не освещен. На основе анализа биотопических и хозяйинных связей было высказано предположение о прекопуляционном характере репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* в дизъюнктивных областях их симпатрии (Филиппова, 1999). Вся совокупность приведенных выше данных подтверждает это предположение, демонстрируя взаимодействие комплекса разносторонних барьеров, действующих на протяжении жизни половозрелой фазы и обеспечивающих репродуктивную изоляцию данных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании рецентного территориального соотношения ареалов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* и реконструкции их палеогенезов логично представить, что дивергенция в цепях питания этих видов сформировалась симпатрически при использовании предковым видом на всех активных фазах онтогенеза общих хозяев: определенных аналогов рецентных экологических размерных групп равно птиц и млекопитающих, как это свойственно неполовозрелым фазам поныне. В условиях обитания

в общих биотопах возникновение специализации к хозяевам лишь на репродуктивной фазе жизненного цикла оказалось, с одной стороны, «выгодным» для каждого вида, так как избавило их от конкуренции за пищу на той фазе жизненного цикла, когда в силу одноразового питания при пастбищном типе паразитизма требуются ее огромные порции. С другой стороны, трофическая специализация повлекла формирование адаптивных видоспецифических морфологических признаков среди ротовых органов (гипостом и хелицеры самки и самца), дорсального скелета и его борозд, к которым прикрепляются сухожилия мускулатуры, управляющей ротовыми органами, некоторых сенсорных органов (Филиппова, 1977), а также формирование, хотя и неполного, морфологического барьера, препятствующего спариванию партнеров, принадлежащих к разным видам. На фоне сочетания как специфических, так и общих для семейства и подсемейства (рода) особенностей паразитизма (с. 371) каждый из рассмотренных видов приобрел свой комплекс морфофункциональных и поведенческих характеристик — свою дискретную экологическую нишу [в смысле концепции Хатчинсона (Hutchinson, 1965, 1978), развитой и приложенной ко многим группам животных Майром (1968) и Одумом (1986)], обеспечивающую реализацию сложного многофакторного и многоступенчатого механизма репродуктивной изоляции при тесном сообитании в области симпатрии.

По другой схеме действует механизм репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. ricinus* в области их симпатрии. Второй вид — представитель западной, европейской ветви таксономической группы *I. ricinus*—*I. persulcatus* в пределах подрода *Ixodes* s. str. (Филиппова, 1973, 1991). В области симпатрии эти виды используют частично общие биотопы (Окулова и др., 1978; Коренберг и др., 1988) и, как правило, один и тот же круг хозяев на всех соответствующих фазах жизненного цикла; сезоны паразитирования половозрелой фазы частично совпадают. Таким образом, предпосылки для встречи противоположных полов разных видов имеются. Соотношение ареалов этих видов (рис. 1) свидетельствует о вторичном характере их перекрывания и лишь послеледниковом, голоценовом возрасте симпатрии, т. е. об аллопатическом пути происхождения данных видов (Филиппова, 1999).

Экспериментально, методом гибридизации, показано наличие посткопуляционного механизма репродуктивной изоляции *I. persulcatus* и *I. ricinus* при отсутствии препятствий к скрещиванию в любом сочетании партнеров (Балашов и др., 1998). Морфологическая дивергенция этих видов глубже, чем таковая у предыдущей пары (Филиппова, 1973, 1977).

Таким образом, в пределах таксономической группы *I. ricinus*—*persulcatus* следует констатировать два типа механизма репродуктивной изоляции в соответствии с симпатрическим или аллопатрическим путями видообразования, определяющими формирование и геохронологический возраст областей симпатрии.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований, проект 00-04-48881.

Список литературы

- Бабенко Л. В., Буш М. А., Арумова Е. А., Скадиньш Е. А. Сезонные изменения уровня оплодотворения самок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. до попадания их на хозяев и значение этого явления в жизни популяций клещей // Мед. паразитол. 1979. № 5. С. 71—79.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967. 320 с.
- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998, 285 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus*—*I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 77, вып. 3. С. 713—721.
- Болотин Е. И. Роль мышевидных грызунов в прокормлении иксодовых клещей в Западном Сихотэ-Алине // Влияние хозяйственной деятельности на структуру природных очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Владивосток, 1982. С. 59—66.

- Болотин Е. И., Колонии Г. В., Киселев А. И., Матюшина О. А. Распространение и экология *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) в Сихотэ-Алине // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3. С. 225—230.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ. 193 с.
- Колонин Г. В. Материалы по фауне иксодовых клещей юга Приморского края // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 1. С. 15—18.
- Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В., Кузнецова Р. И., Фонарев Л. С., Чурилова А. А., Антыкова Л. П., Калинин М. И., Крючечников В. Н., Мебель Б. Д., Щербаков С. В., Ковтуненко С. С. Выявление и первые результаты изучения болезни Лайма на Северо-Западе СССР // Мед. паразитол. 1988. № 1. С. 41—48.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 265—274.
- Майр Э. Зоологический вид и его эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Окулова Н. М., Рыльцева Е. В., Варес М. Природные очаги клещевого энцефалита в Прибалтике. Сообщ. 2. Численность и размещение иксодовых клещей — переносчиков вирусов КЭ на юге Эстонии. Деп. № 2694-78. М., 1978. 20 с.
- Сапегина В. Ф., Равкин Ю. С. О находках *Ixodes pavlovskyi* Pom. в Северо-Восточном Алтае // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 1. С. 22—23.
- Сапегина В. Ф., Лукьянова И. В., Равкин Ю. С. К экологии *Ixodes pavlovskyi* // Тез. докл. Второго акарол. совещ. Киев, 1970. Т. 2. С. 120—122.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). (Отв. ред. Н. А. Филиппова). Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Успенский И. В., Репкина Л. В. Наблюдения за спариванием и оплодотворением *Ixodes persulcatus* // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1092—1095.
- Успенский И. В., Качанко Н. И., Репкина Л. В. Материалы по экологии иксодовых клещей Амурской области // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 3. С. 391—397.
- Ушакова Г. В., Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. К экологии *I. Pavlovskyi* Pom. в Восточном Казахстане // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 334—338.
- Ушакова Г. В., Филиппова Н. А., Панова И. В. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). IV. Новые данные по экологии *Ixodes pavlovskyi* в Восточном Казахстане // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 5. С. 436—439.
- Филиппова Н. А. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) — переносчиков вируса клещевого энцефалита // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 675—683.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. Pavlovskyi* Pom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385—391.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *Ixodes persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. VI, вып. 4).
- (Филиппова Н. А.) Filippova N. A. A hypothesis for the paleogenesis of the distribution of the main vectors for the Lyme disease. Modern Acarology. Academia, Prague, 1991. Vol. 1. P. 109—118.
- Филиппова Н. А. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 223—241.
- Чигирик Е. Д., Истраткина С. В., Бирюкова М. П., Некрасова А. В. Находки клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. (Ixodoidea, Ixodidae) в Кемеровской области // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 305—306.
- Fukunaga M., Yabuki M., Hamase A., Oliver J. H., Nakao V. Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences // J. Parasitol. 2000. Vol. 86, N 1. P. 38—43.
- Craf E. Ecologie et ethologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodoidea, Ixodidae). Troisieme note: copulation, nutrition et ponte // Acarologia. 1975. Т. 16, fasc. 4. P. 636—642.

- Hutchinson G. E. The niche: An abstractly in habited hyper-volum. In: Ecological theatre and the play. Evolutionary play. New Hawen, Yale University Press. 1965. P. 26—78.
- Hutchinson G. E. An introduction to population biology. New Hawen, Yale University Press. 1978. 260 p.
- Moorhouse D. E. Observation on copulation in *Ixodes holocyclus* Neumann and the feeding of the male // J. Med. Ent. 1966. Vol. 3, N 2. P. 168—171.
- Nakao M., Viyamoto K., Kitaoka S. A. A new record of *Ixodes pavlovskyi* Pomerantzev from Hokkaido, Japan (Acari: Ixodidae) // Jpn. J. Sanit. Zool. 1992. Vol. 43, N 3. P. 229—234.
- ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034
- Поступила 1 IV 2001

MULTISTAGE MECHANISM OF REPRODUCTIVE ISOLATION OF CLOSELY RELATED SPECIES *IXODES PERSULCATUS* AND *I. PAVLOVSKYI* (IXODIDAE) IN SYMPATRIC AREA

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, *Ixodes persulcatus*, *I. pavlovskyi*, sympatry, copulation, mechanism of reproductive isolation, precopulative and postcopulative isolation.

SUMMARY

The closely related species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskyi* are vectors of agents tick-born encephalitis and Lyme disease. These species have two great disjunctive sympatric distribution areas (fig. 1), where both species inhabit the same biotopes, and during the same season. In these conditions there are prerequisites of contacts of opposite sexes of the different species during ambushing the hosts on vegetation. Sequence of «switching on» of the morphological, physiological, and host-parasite factors of reproductive isolation has been established. The features and the range of manifestation of these factors at different combinations of sexes and species of the partners have been revealed. The studied factors, such as precopulative and postcopulative components of the mechanism of reproductive isolation of *I. persulcatus* and *I. pavlovskyi* were considered. A hypothesis for sympatric origin of the species as a result of specialization the adults of *I. persulcatus* to mammals, and *I. pavlovskyi* to birds is proposed.